

不同土壤水分条件下侧柏幼苗的生理活动及氮素分配策略

王鑫, 余新晓, 贾国栋, 邱云霄, 史佳美, 孜尔蝶

(北京林业大学水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 以北京地区3年生侧柏幼树为研究对象, 采用温室内盆栽试验, 设置5个不同土壤含水量水平, 采用 ^{15}N 同位素自然丰度法研究不同水分条件下侧柏幼苗的生理活动、生物量分配及氮素吸收和分配情况。结果表明: (1) 在水分胁迫下, 侧柏单株净光合速率、呼吸速率、蒸腾速率均表现为最低值, 随着干旱胁迫解除, 含水量增加到正常值, 各指标分别增加为原来的4.86, 3.74, 7.29倍, 叶片含水量和叶面积分别增加了24.37%, 23.69%; 之后当土壤含水量超过正常值时, 随着土壤水分含量的进一步增加, 各指标略有下降。(2) 在水分胁迫下, 生物量分配和氮素分配受到抑制。随着含水量增加, 生物量分配表现为地上部分>地下部分; 氮素分配率表现为根>叶>茎, 随着土壤含水量增加根和叶的氮素分配向茎转移。(3) 侧柏幼苗在土壤含水量达到70%~80%的田间持水量时, 其生长发育表现为最佳状态。

关键词: 侧柏; 水分胁迫; 同位素; 生理活动; 氮素分配

中图分类号: Q945.17

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2020)03-0311-07

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2020.03.045

Physiological Activities and Nitrogen Allocation Strategies of *Platycladus orientalis* Seedlings Under Different Soil Water Conditions

WANG Xin, YU Xinxiao, JIA Guodong, QIU Yunxiao, SHI Jiamei, ZI Erdie

(Key Laboratory of Soil & Water Conservation and Desertification Combating of
Ministry of Education Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: In this study, the 3-year young lateral *cyperusorientalis* in Beijing area was selected as the object of study. A greenhouse potted experiment was used to set five different soil water content levels, and ^{15}N isotope natural abundance method was used to study the physiological activities, biomass allocation and nitrogen absorption and distribution of lateral *cyperusorientalis* seedlings under different water conditions. Results showed that: (1) Under water stress(D1), the individual net photosynthetic rate, transpiration rate and respiratory rate, were low, and increased by 4.86 times, 3.74 times, 7.29 times after relieving drought stress. The leaf water content and leaf area increased by 24.37% and 23.69%, respectively. After that, when the soil water content exceeded the normal value, with the further increase of soil water content, all indexes decreased slightly. (2) Under water stress, biomass distribution and nitrogen distribution were inhibited. With the increase of water content, biomass distribution was shown as the aboveground part > underground part. The nitrogen distribution rate was shown as follows: root > leaf > stem. The nitrogen in root and leaf were transferred to the stem with the increase of soil water content. (3) When the soil water content reached the 70% to 80% of field water capacity, the growth and development of platycladusorientalis seedlings showed the best.

Keywords: *Platycladus orientalis*; water stress; isotopes; physiological activity; nitrogen distribution

北京山区是我国典型的季节性干旱区, 该区土石较多、土层瘠薄, 年内降水分布不均, 季节性干旱较为严重^[1]。水分是限制植物生长、发育和繁殖的关键^[2], 植物在水分胁迫条件下, 不仅在外观形态上表现出一系列变化, 而且在生理生态方面也进行响应,

如光合作用受抑、呼吸紊乱、代谢异常^[3]等。氮素是植物生长发育所必需的大量营养元素之一, 氮素的吸收、利用和分配将直接或间接影响植物器官的分化和形态^[4]。植物对氮素的吸收利用可以带动整个生态系统的水分与氮素的应答效应。在水资源紧缺的北

收稿日期: 2019-09-29

资助项目: 国家自然科学基金项目(41430747, 41877152); 林果业生态环境功能提升协同创新中心项目(PXM2018_014207_000024)

第一作者: 王鑫(1995—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事森林水文和水土保持研究。E-mail: 873997853@qq.com

通信作者: 余新晓(1961—), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事森林水文和水土保持研究。E-mail: yuxinxiao111@126.com

京山区,水分亏缺会影响植物光合特征和代谢水平,水分变化对植物氮素分配具有重要影响。

目前已有很多学者对不同水分条件下植物的氮素分配进行了研究。钟小莉等^[5]探究了干旱胁迫下氮素对胡杨幼苗生长及光合的影响,得出适量的氮素供给对干旱胁迫下的胡杨幼苗生理生长具有补偿效应,水分和氮素的耦合作用有利于幼苗早期形态建成;吴旭等^[6]研究了在不同水分条件下 3 种树种的光响应模型和光合生理参数差异,进而探究树种光合生理生态适应性;朱铁霞等^[7]研究了干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律,进而探讨菊芋抗旱生物量机制;马晓东等^[8]利用同位素示踪技术探究了不同生长阶段胡杨幼苗应对干旱胁迫的缓解效应及氮素响应,以期提高胡杨幼苗的存活率。但同时研究植物器官生理活动、生物量及氮素分配在干旱条件下的变化还鲜有报道。

侧柏作为北京山区主要的造林树种之一,对北京的造林绿化、水土保持、生态环境改善发挥着重要的作用^[9]。本研究以北京地区 3 年生侧柏幼树为研究对象,采用温室盆栽试验,设置 5 个不同土壤含水量水平,通过同位素示踪技术研究不同土壤水分条件下侧柏幼苗器官的生理活动指标、生物量分配及植物吸收氮素的分配变化,旨在为北京山区碳氮水耦合研究提供数据支撑,为北京山区侧柏林的保护和培育管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究在首都圈国家森林生态系统定位观测研究站内进行,研究区位于北京市海淀区苏家坨镇鹫峰国家森林公园内(39°54'N,116°28'E)。在 2018 年 4 月,选取当地来源的 20 株 3 年生侧柏幼树移植到顶端直径 30 cm,基部直径 22 cm,高度 29 cm 的花盆中驯化备用。每盆有 1 株树苗,所有幼树具有相似的生长状态,平均树高 1.4 m,平均地径 2.8 cm。盆栽用土选取自当地侧柏人工林的林下土壤,过 2 mm 筛去除杂质后晾干备用。盆栽用土的田间持水量为 26.2%;土壤容重为(1.27±0.13)g/cm³;土壤 pH 为 5.95±0.57;速效氮含量为(113.86±11.16)mg/kg;速效磷含量为(2.76±0.25)mg/kg,速效钾含量为(173.06±17.52)mg/kg,有机质含量为(29.15±3.01)g/kg,土壤 δ¹⁵N Air 为 3.581‰±0.33‰。

1.2 试验设计

本研究采用室内培养箱盆栽试验,根据当地的土壤体积含水量(soil water content, SWC)变化范围(1.28%~24.25%)、盆栽土壤容重和盆栽土壤田间持水

量(field capacity, FC),设置 5 个水分梯度,土壤体积含水量分别为:(1) D1 严重干旱 35%~45%的 FC 浓度(SWC在 9.17%~11.79%范围内);(2) D2 中度干旱 50%~60%的 FC 浓度(SWC在 13.10%~15.72%范围内);(3) D3 轻度干旱 60%~70%的 FC 浓度(SWC在 15.72%~18.34%范围内);(4) D4 正常水分 70%~80%的 FC 浓度(SWC在 18.34%~20.90%范围内);(5) D5 湿润条件 85%~95%的 FC 浓度(SWC在 22.27%~24.89%范围内)。

经过 2 个月的驯化后,选取长势相近的 10 株侧柏幼树转移到恒温恒湿培养箱内(FH-230, Taiwan Hipoint Corporation, Kaohsiung City, Taiwan, China)进行试验,将培养箱内的光、温度和相对湿度设定为:7:00—19:00,激活照明系统,光合光量子通量密度设定在 200~240 μmol/(m²·s),温度设定为(25.0±0.5)℃,相对湿度设定为 60%;19:00—次日 7:00,关闭所有人工光源,温度设定为(18.0±0.5)℃,相对湿度设定为 80%。

为抑制土壤蒸发,在花盆土壤表面覆盖一层 2 厘米厚的珍珠岩。为了控制土壤 SWC,在每个花盆土壤表层 10—15 cm 内安装 ECH₂O Model EC-5 土壤湿度传感器(Decagon Devices, Inc., Pullman, WA, USA),配以 EM50,定位监测每个花盆中的 SWC 的变化,同时于每日 19:00—20:00,人工光源关闭之后,采取整盆称重法来计算土壤中水分的耗散量,结合所监测的 SWC 变化和设定 SWC 值来计算补水量,用烧杯每天进行补水来控制每个花盆的 SWC 均在设计的范围内。

由于培养箱只有 2 个控制室,每个培养室内只能容纳 5 株盆栽苗,而每株侧柏幼苗均经过了长达 2 个月的驯化,所以每个 SWC 处理有 2 株侧柏幼苗,整个试验共有 10 株侧柏幼苗。每株幼苗在培养室的处理时间设定为 3 个月,从 2018 年 6—9 月,对选取的 10 株侧柏幼苗进行光合、呼吸、生物量等生长参数测定。

1.3 研究方法

1.3.1 叶片水平上的 CO₂ 交换测量 叶片气体交换特征,包括叶片净光合速率(P_{n-L}),叶片蒸腾速率(E_{n-L});在全株植物 CO₂ 交换量的同时,利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定了每株幼树至少 3 片完全膨大叶片的气孔导度(g_s)、细胞间 CO₂ 浓度(C_i)、叶面相对湿度(RH)、叶温(T_L)以及植物叶片的净光合速率(P_{n-L})和蒸腾速率(E_{n-L})。

在幼苗进入培养箱后,每间隔 7 天分别于当日 9:

00,13:00,17:00 在植物的上、中、下冠区进行测量。由于生长室中的光照条件保持稳定,几乎所有的叶子都暴露在相似的光照强度下,所以不考虑遮荫叶片的测量。测量结果发现,第7天和第14天测得的气体交换特征有显著差异($p < 0.05$),而第21,28,30天测得的气体交换特征则相对稳定($p > 0.05$)。所以认为30天的培养箱处理足以使幼苗适应培养箱内的条件。

1.3.2 个体水平上的 CO_2 交换测量 分别在侧柏幼苗进入培养箱培养的第30,60,90天,在植株水平上进行了 CO_2 交换测量,采用同化箱法测定这3天9:00,13:00,17:00的全株净光合速率(P_n),对每个树苗在每个时间周期内重复测量3次。同化箱是根据 Jasoni 等^[10]和 Escalona 等^[11]的研究方法设计的,箱体由不锈钢框架和聚碳酸酯透明壁构成,箱体体积为 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm} \times 150\text{ cm}$,箱体下部用水密封。在同化箱内安装了1台袖珍气象仪(Kestrel5500, Nielsen-Kellerman, Boothwyn, PA),以连续记录空气压力(P)和空气温度(T_a)。每次测量前,用密闭塑料布覆盖盆栽土壤,以消除土壤呼吸的影响,并将同化箱内的风扇打开至少30 s,以确保同化箱内的空气混合良好。然后将幼树封闭在同化箱内,并利用红外气体分析仪(Li-8100, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)对其 CO_2 浓度变化进行测量。每个测量周期为3 min,测量结束时,单株侧柏净光合速率 P_{n-p} (mmol/h)计算公式为:

$$P_{n-p} = \frac{V}{V_0} \times \frac{P}{P_0} \times \frac{T_0}{T_a} \times \frac{dC_a}{dt} \times \frac{60}{1000}$$

式中: V 为同化箱容积(0.375 m^3); V_0 为温室气体在标准状态下的摩尔体积,其值为 $0.022\text{ 4 m}^3/\text{mol}$; P 为测量时呼吸室内气体的实际气压(hPa); P_0 为理想气体在标准状态下的气压,其值为 $1\ 013.25\text{ hPa}$; T_0 为理想气体在标准状态下的温度(绝对温度),其值为 273.15 K ; T_a 为测量时同化箱内气体的实际温度(绝对温度)(K); C_a 为呼吸室内的 CO_2 气体浓度($\mu\text{mol}/\text{mol}$); t 为持续时间(min)。

另外,在这3天的22:00、次日2:00和次日6:00测量了整株水平的呼吸速率 R_{n-p} (mmol/h),方法与 P_{n-p} 测定的方法相似。采用整盆称重法来计算整株植物的蒸腾量(E_p),于每日19:00—20:00时使用精度为 0.5 g 的电子天平采取整盆称重法来测量整株侧柏和花盆的质量(W_n),则第 n 天的侧柏蒸腾量为:

$$E_p = W_{n+1} - W_n$$

1.3.3 植物器官氮含量及 $\delta^{15}\text{N}$ 测量 侧柏刚进入培养箱时和培养结束后分别收集约 2 g 的植物根、茎、叶样品,收集完成后,用电子天平直接称取样品的鲜重(FWL_{iso} 、 FWS_{iso} 、 FWR_{iso}),测量精度为 0.001 g ,为防止进一步的代谢活动,取样结束后将收获后的树

叶、茎干和树根在 $120\text{ }^\circ\text{C}$ 的烘箱内杀青 2 h ,然后将烘箱温度调整到 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 干燥 48 h ,以测定其干重(DWL_{iso} 、 DWS_{iso} 、 DWR_{iso})。测量结束后用球磨仪对样品进行粉碎,过 80 目筛制成供试样品装于玻璃瓶中,然后将样品送往中国科学院植物研究所测量植物培养前后的含氮量和 $\delta^{15}\text{N}$ 。

样品氮含量采用元素分析仪测量(vario EL III, CHNOS Elemental Analyzer, Elementar Analysensysteme GmbH, Germany),将干燥后的样品在元素分析仪上进行燃烧,元素分析器与1个稳定同位素比例质谱仪(EA-DELTA^{plus} XP, Thermo Finnigan, Germany)相连。用质谱仪分析植物样品的 $\delta^{15}\text{N}$ 值,其测量精度为 $\pm 0.1\text{ }^\circ\text{‰}$ 。

1.3.4 叶片面积和植物生物量测量 在经过90天的培养后,每株侧柏幼苗选取大约10片叶片样品,然后用电子天平直接称取叶片样品的新鲜重量(FWL_{sub}),测量精度为 0.001 g 。利用扫描仪和图像处理软件 Photoshop 测量叶片样品的叶面积(LA_{sub})^[12]。随后在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱内干燥 48 h ,以确定叶片的干重(DWL_{sub})。通过计算可以得到单位干重的叶面积(RD),计算公式为:

$$RD = \frac{\text{LA}_{\text{sub}}}{\text{DWL}_{\text{sub}}}$$

完成所有测量项目后,收获侧柏幼苗,将幼苗分解为树叶、茎干和树根3个部分。利用电子天平直接称取这3部分侧柏幼苗的新鲜重量(FWL_{rest} 、 FWS_{rest} 、 FWR_{rest}),然后将收获后的树叶、茎干和树根在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 的烘箱内干燥 48 h ,以测定其干重(DWL_{rest} 、 DWS_{rest} 、 DWR_{rest})。植物各个器官的鲜重计算公式为:

$$\text{FWL} = \text{FWL}_{\text{sub}} + \text{FWL}_{\text{rest}} + \text{FWL}_{\text{iso}}$$

$$\text{FWS} = \text{FWS}_{\text{rest}} + \text{FWS}_{\text{iso}}$$

$$\text{FWR} = \text{FWR}_{\text{rest}} + \text{FWR}_{\text{iso}}$$

式中: FWL 、 FWS 、 FWR 分别为树叶、茎干和树根3个部分总鲜重(g); FWL_{iso} 、 FWS_{iso} 、 FWR_{iso} 分别为3个部分测量氮含量(g)及 $\delta^{15}\text{N}$ 所取的样品鲜重(g); FWL_{sub} 为测量叶面积所取的叶片鲜重(g); FWL_{rest} 、 FWS_{rest} 、 FWR_{rest} 分别为取样完成后的刈割剩余量(g)。植物各个器官干重的计算方法与鲜重相似。植物的总叶面积(LA)为 RD 和 DWL 的乘积。

1.3.5 氮素分配率的计算 根据 Nesmelova 等^[13]研究发现,非固氮植物主要依靠从土壤中吸收氮来维持自身生长,而土壤中的 $\delta^{15}\text{N}$ 为 $-6\text{ }^\circ\text{‰} \sim 16\text{ }^\circ\text{‰}$,所以可以利用土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 的自然丰度与生长季前后植物器官的 $\delta^{15}\text{N}$ 来计算非固氮植物在生长季内的氮素分配。 $\delta^{15}\text{N}$ 自然丰度法本质上是一种同位素稀释法,只不过土壤“标记”在自然条件下发生。利用 ^{15}N 自然丰

度法定量计算植物氮素分配的公式为：

$$RSA = \frac{\delta^{15}N_b - \delta^{15}N_a}{\delta^{15}N_s - \delta^{15}N_a}$$

式中：RSA 为氮素相对具体分配(relative specific allocation)(%)； $\delta^{15}N_a$ 为培养开始之前植物器官的 ^{15}N 丰度(‰)； $\delta^{15}N_b$ 为培养结束后植物器官的 ^{15}N 丰度(‰)； $\delta^{15}N_s$ 为盆栽土壤的 ^{15}N 自然丰度(‰)。

$$C_{N-L} = DWL \times N\%_L$$

式中： C_{N-L} 为侧柏叶片的氮含量(g)；DWL 为侧柏叶片干重(g)； $N\%_L$ 为侧柏叶片的氮素百分比(%)。侧柏茎干氮含量(C_{N-S})和树根氮含量(C_{N-R})的计算公式与叶片氮含量的计算方法相似。

$C_N = C_{N-L} \times RSA_L + C_{N-S} \times RSA_S + C_{N-R} \times RSA_R$
式中： C_N 为培养期间侧柏的氮素吸收总量(g)； $C_{N-L} \times RSA_L$ 、 $C_{N-S} \times RSA_S$ 、 $C_{N-R} \times RSA_R$ 分别为侧柏叶、茎、根的氮素分配总量(g)。培养期间植物各个器官的氮素分配率的计算公式为：

$$R_{N-L} = \frac{C_{N-L} \times RSA_L}{C_N}$$

$$R_{N-S} = \frac{C_{N-S} \times RSA_S}{C_N}$$

$$R_{N-R} = \frac{C_{N-R} \times RSA_R}{C_N}$$

式中： R_{N-L} 、 R_{N-S} 、 R_{N-R} 分别为侧柏叶、茎、根的氮素分配率(%)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 统计软件进行统计学分析。用单因素方差分析(ANOVA)以及 LSD 多重比较分析了不同土壤含水量之间相应数据的差异显著性,显著性水平设置为 0.05。采用 SigmaPlot 12.5 软件绘图,采用 Sigma-Plot 12.5 软件建立土壤含水量与侧柏氮素分配率的回归模型,图表中的数据均为平均值±标准差。

2 结果与分析

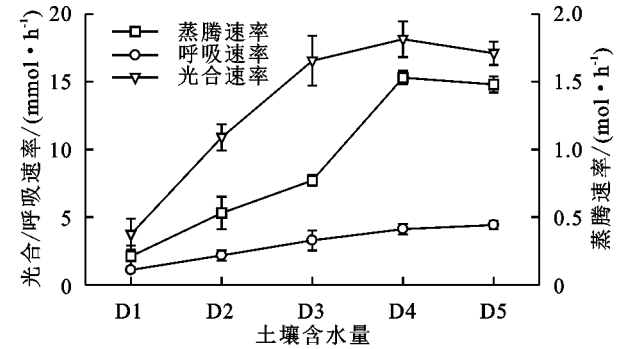
2.1 不同水分条件下的侧柏幼苗的生理活动

不同土壤含水量条件下的侧柏幼苗光合速率、呼吸速率和蒸腾速率存在显著差异($P<0.05$)。在严重干旱条件下(D1),侧柏幼苗的各项生理活动指标较低(图 1),从 D1~D4,随着土壤含水量的增加,侧柏叶片的相对含水量显著增加(图 2),同时各项生理活动指标也显著升高($P<0.05$),单株侧柏叶面积也随之增大。从 D4~D5,随着土壤含水量的增加,侧柏幼苗的各项生理活动指标略有降低,但是变化并不显著($P>0.05$)。可以看出,随着土壤含水量的增加,侧柏幼苗的各项生理活动指标逐渐增加,随后趋于稳定。

2.2 不同水分条件下的侧柏生物量及分配

不同土壤含水量条件下的侧柏各器官生物量存

在显著差异($P<0.05$)(图 3)。在严重干旱条件下(D1),侧柏各器官生物量均处于最低值,从 D1~D2,侧柏根和叶的生物量迅速增加,之后过程根生物量值趋于稳定状态,叶的生物量随着含水量的增加而持续增加,到湿润条件下(D5)出现下降趋势。从 D1~D3 茎的生物量一直处于稳定状态,随着含水量增加到正常状态(D4)时茎的生物量开始增加,并随着含水量的增加而持续增加。侧柏幼苗总生物量在严重干旱条件下(D1)处于最低值,随着土壤含水量增加而持续增大。从图 4 可以看出,随着土壤含水量的增加(D1~D5),根和茎的生物量分配率先缓慢上升后逐渐下降,而茎的生物量分配率则与之相反,呈现出先缓慢下降后逐渐上升的变化趋势。



注：D1 为严重干旱 35%~45% 的土壤田间持水量(FC)浓度；D2 为中度干旱 50%~60% 的 FC 浓度；D3 为轻度干旱 60%~70% 的 FC 浓度；D4 为正常水分 70%~80% 的 FC 浓度；D5 为湿润条件 85%~95% 的 FC 浓度。下同。

图 1 不同土壤含水量条件下的侧柏单株光合速率、呼吸速率和蒸腾速率

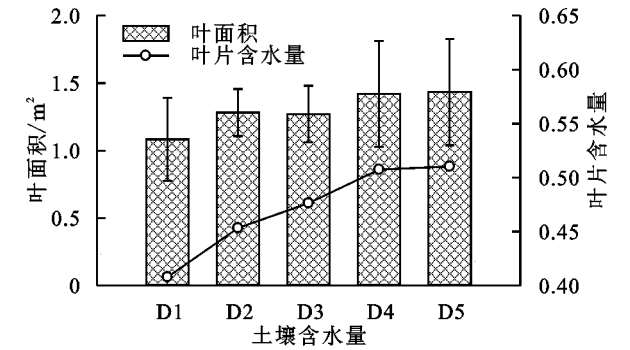


图 2 不同土壤含水量条件下的单株侧柏叶面积和叶片含水量

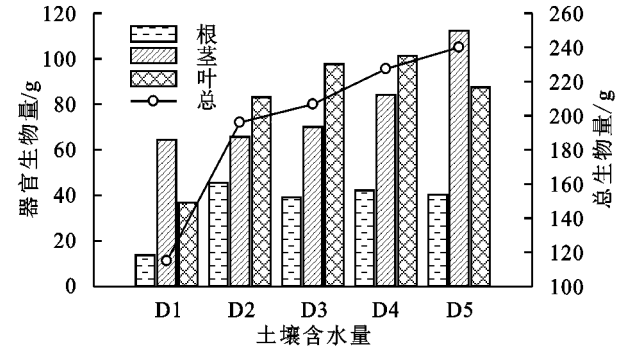


图 3 不同水分条件下植物的器官生物量和总生物量

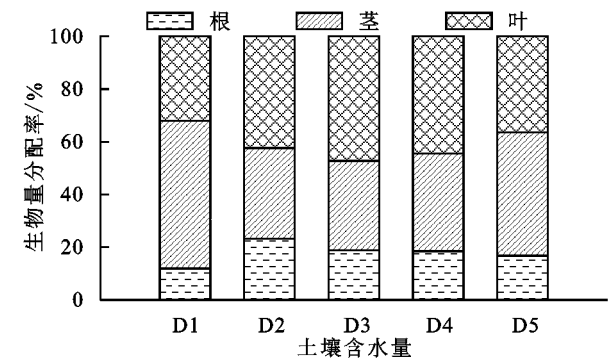


图 4 不同水分条件下植物的器官生物量分配

2.3 不同水分条件下的侧柏氮素分配策略

从图 5 可以看出,侧柏幼苗各器官氮素吸收量随土壤水分含量增加有显著变化。在严重干旱条件下(D1),侧柏幼苗各器官氮素吸收量较低,从 D1~D4 随着土壤含水量的增加,各器官氮素吸收量在持续增加,从 D4~D5 侧柏幼苗各器官氮素吸收量逐渐趋于稳定;总氮素吸收量也表现为随着土壤含水量增加而持续增加(D1~D4),之后趋于稳定,表明干旱胁迫阻碍了氮素的吸收。随着土壤含水量的变化(D1~D4),侧柏各器官的氮素分配率表现出明显差异, R_{N-L} 与 R_{N-R} 持续缓慢下降,而 R_{N-S} 持续缓慢上

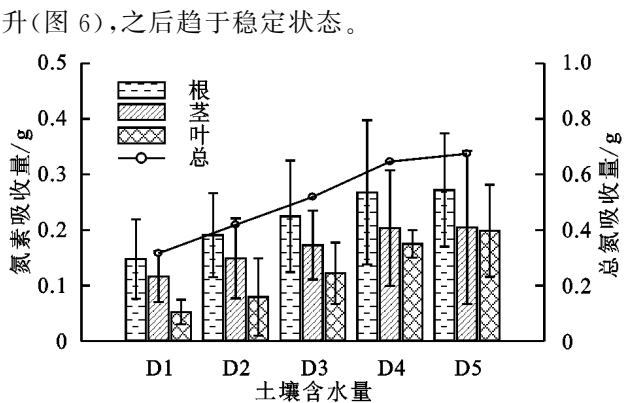


图 5 不同水分条件下侧柏的氮素吸收量

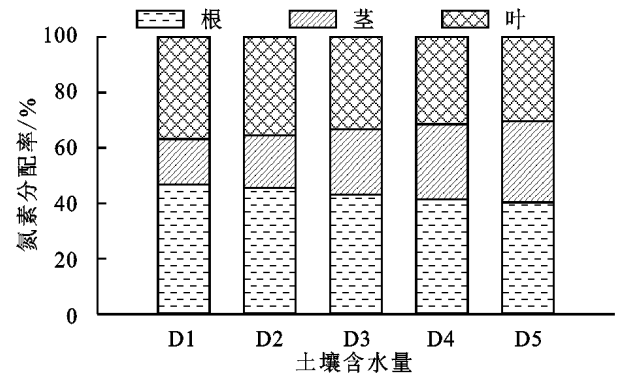


图 6 不同水分条件下侧柏氮素分配率

表 1 不同水分条件下的氮素分配率

器官	D1	D2	D3	D4	D5
茎	10.03±3.53aA	29.62±8.99cbA	22.04±4.02cA	20.46±5.31cA	17.02±10.24abAB
根	44.48±5.41aB	22.23±4.55bcA	20.37±3.44cA	21.96±6.89cA	33.42±13.59acA
叶	45.5±5.65aA	48.15±6.63abB	57.59±4.95bB	57.58±1.64bB	49.56±9.8abB

注:表中数据为平均值±标准差;同行不同小写字母表示同一器官不同土壤含水量下氮素分配率差异显著($P<0.05$);同列不同大写字母表示同一含水量下不同器官间氮素分配率差异显著($P<0.05$)。

2.4 不同水分条件下的侧柏氮素分配模型

随着相对土壤含水量变化,侧柏幼苗各器官的氮素相对分配呈现出显著差异,随着含水量的增加均呈现出上升趋势(图 7),但各器官氮素分配随着土壤含水量变化呈现出的线性关系不相同,其中根和叶呈现出指数函数关系,即随着含水量的增加,氮素分配速率先缓慢减

小再缓慢增加;而茎呈现出抛物线关系,随着含水量的增加,氮素分配速率先缓慢增加再减小,整个过程中各器官氮素相对分配速率表现为: $R_{SA_L}>R_{SA_R}>R_{SA_S}$ 。
根: $RSA=49.8337\times(1-e^{-6.5784\times W})-44.6769$ $R^2=0.8505$
茎: $RSA=4.1192-11.5884W+13.6048W^2$ $R^2=0.7443$
叶: $RSA=27.5473\times(1-e^{-3.4391\times W})-18.5959$ $R^2=0.7800$

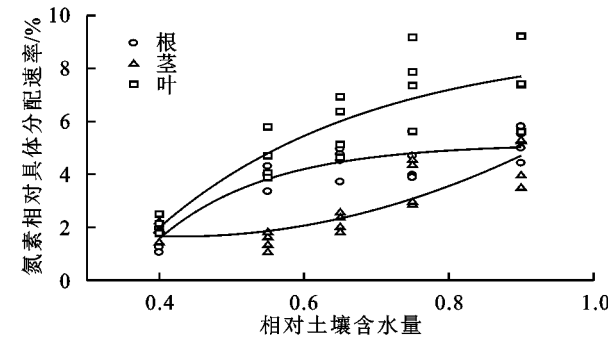


图 7 不同水分条件下侧柏各器官的氮素相对具体分配速率

随着相对含水量变化,各器官氮素分配速率均表现出一函数关系(图 8),其中根和叶的函数自变量前的系数为负值,故 R_{N-R} 和 R_{N-L} 随自变量的增加

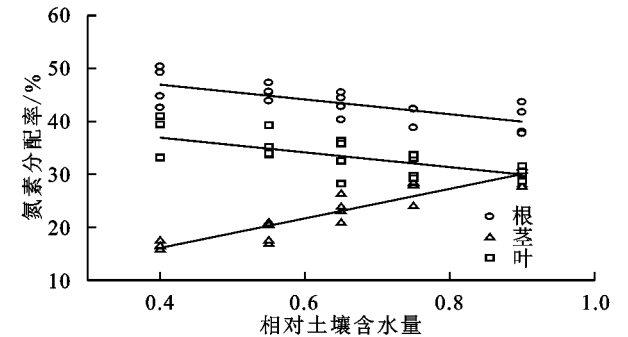


图 8 相对土壤含水量条件下侧柏各器官氮素分配率而减小,函数呈现出持续下降趋势;而茎的函数自变量前系数为正值,故 R_{N-S} 表现出持续增大的趋势,整个过程中函数呈现出持续上升趋势。

$$R_{N-R} = 52.5219 - 13.9414 \times W \quad R^2 = 0.5299$$

$$R_{N-S} = 4.9562 + 27.8828 \times W \quad R^2 = 0.8671$$

$$R_{N-L} = 42.5219 - 13.9413 \times W \quad R^2 = 0.5912$$

3 讨论

水分和氮素是植物生长发育必需的重要资源,植物对这 2 种资源的合理利用直接关系到其生存和分布特征^[16]。土壤含水量影响植物体对氮素的吸收及其在植物体内的代谢,而氮素可增加树木生产力,促进根部生长,有利于水分吸收^[15]。在植物生长阶段,植物器官通过吸收土壤中无机态的氮并将其同化用于植物生长需要,营养器官在此阶段可认为是氮的代谢库^[16]。本研究中,侧柏幼苗的生理活动、生物量及氮素分配都随着土壤水分的改变呈现出显著变化。

有研究^[17]表明,水分不足是降低光合速率的直接原因,干旱胁迫阻碍了植物光合传递,造成气孔的部分关闭,进而导致植物叶片气体交换速率下降,影响了 CO₂ 的同化过程。本研究也发现,在干旱胁迫下,侧柏各器官光合速率与呼吸速率受到严重抑制,器官生物量不再积累,侧柏幼苗停止生长发育。随着干旱胁迫的解除,植物的生理过程开始逐渐恢复,呈现出上升趋势。有关研究^[16]表明,植物可以通过调节碳同化速率(P_n)和蒸腾耗水速率(T_r)之间的关系,从而调节叶片水分利用效率(即叶片 P_n 与 T_r 比值)的变化,来应对干旱胁迫以保持植物生长与水分消耗的平衡。水分作为植物叶片的重要组成部分,占叶片鲜重的 50%~80%,影响着植物光合作用和生物量累积。干旱胁迫下叶片含水量较低,随着土壤含水量的增加,叶片含水量也持续增加,在正常含水量(D4)条件下达到最佳状态,叶片主要通过控制气孔开度的变化来控制蒸腾,减少水分从植物体散失^[18]。

水分影响植物对养分的吸收、转运和同化^[19]。植物氮素利用效率随含水量的增加而增加,在水分过量或不足的情况下会降低植物最终氮素利用率和分配^[20]。水分增加使得侧柏幼苗各器官生物量和氮素吸收量增加,这表明水分增加促进各器官生物量的吸收,进而对氮素吸收量产生显著作用。生物量是植物积累能量的主要体现,其在各器官中的分配是植物对环境适应的结果,反映了植物的生长策略^[21]。因此研究侧柏幼苗不同器官之间的生物量分配对研究侧柏氮素分配具有十分重要的意义。本研究中,侧柏在生长环境急剧干旱的条件下,根系的生长受到胁迫,严重影响植株对养分的吸收,进而根系的干重质量减少;当侧柏幼苗生长的水分环境逐渐改善时,植物的

根系和地上部分的生长开始加快,根系的干重也逐渐增加。研究^[22]表明这一生长机制是植物在增加水分和养分的吸收面积时所产生的应激机制。侧柏幼苗各器官生物量含量为茎>叶>根,地上部分的生物量分配约为地下部分的 4 倍,说明生物量的分配主要集中在植物的地上部分。随着干旱胁迫的解除,土壤含水量持续增加,各器官的生物量均随之增加,这与景茂等^[23]研究结果相符,即随着土壤水分含量的减少,植物根、茎和叶生物量增量均减少,但减少的程度各不相同。叶片和根的生物量增加显著,但茎增加不明显,表明植物可以通过调节各器官生物量来适应外界环境的变化,从而实现更好地生长。

侧柏幼苗不同器官氮素分配存在显著差异。在干旱胁迫时,侧柏幼苗各器官的氮素含量均较低,随着土壤含水量的增加,各器官的氮含量也逐渐上升,表现为 $C_{N-R} > C_{N-S} > C_{N-L}$ 。有研究^[24]表明,植物越活跃的器官中元素含量越高,地下器官中元素可塑性越强。达到正常土壤含水量时,各器官氮含量表现出最高值,说明水分增加会促进植物器官的氮素吸收量。在根、茎、叶 3 个器官中,根为主要的吸收器官,叶为主要的光合器官,茎主要起运输作用,植物为了提高适应和竞争能力,植物会向主要的生长部位投入较多的氮^[15]。

植物器官的氮素分配主要是来自于幼苗根系和叶片,各器官氮素分配率表现为: $R_{N-R} > R_{N-L} > R_{N-S}$,说明此时根是植物生长发育最旺盛的部位,其次是叶片,最后是茎。由根和茎将更大比例的氮分配到营养器官,促进植物的生长。随着土壤含水量的变化,在植物不同器官氮素分配发生显著变化,表现为由根和叶片向植物茎转移,这与幼苗地上和地下部分的权衡作用有关^[9]。土壤含水量的增加对植物根系和叶片的氮素分配起到抑制作用,而对植物茎的氮素分配起到促进作用。随着土壤含水量的不断增加,整个分配过程中植物各器官的 RSA(%)均呈现出上升趋势,侧柏幼苗各器官都实现了氮素的高效利用,这也体现出水分是影响氮素分配的重要因素。

4 结论

(1)在干旱胁迫下(D1),侧柏的生理活动受到抑制,光合速率、呼吸速率及蒸腾速率均呈现出最低值,随着干旱解除,含水量增加到正常值,光合速率、呼吸速率、蒸腾速率分别增加为原来的 4.86,3.74,7.29 倍,叶片含水量和叶面积分别增加 24.37%和 23.69%,之后过程各指标略有下降。

(2)在干旱胁迫下(D1),生物量分配和氮素分配受到抑制。随着土壤含水量增加,生物量分配表现为

地上部分>地下部分;氮含量表现为 $C_{N-R} > C_{N-S} > C_{N-L}$;根和叶的氮素分配向茎转移,氮素分配率表现为 $R_{N-R} > R_{N-L} > R_{N-S}$ 。随着相对土壤含水量变化,根和叶的 RSA(%)呈现出指数函数关系,茎的 RSA(%)呈现出抛物线关系。

(3)从 D1~D4 过程,侧柏幼苗各指标呈现出上升趋势,D4~D5 过程,各指标趋于稳定或略有下降。说明 D4 正常水分条件(70%~80%的 FC 浓度)是侧柏生长发育的最优区间。

参考文献:

- [1] 刘自强,余新晓,娄源海,等.北京山区侧柏水分利用策略[J].生态学报,2017,37(11):3697-3705.
- [2] 刘自强,余新晓,贾国栋,等.北京山区侧柏利用水分来源对降水的响应[J].林业科学,2018,54(7):16-23.
- [3] 郑鹏丽,黄晓蓉,费永俊,等.水分胁迫对桧楠幼树光合生理性的影响[J].中南林业科技大学学报,2019,39(10):64-70.
- [4] 张永发,吴小平,王文斌,等.不同氮水平下幼龄橡胶树氮素贮藏及翌年分配利用特性[J].热带作物学报,2019,40(5):831-838.
- [5] 钟小莉,马晓东,吕豪豪,等.干旱胁迫下氮素对胡杨幼苗生长及光合的影响[J].生态学杂志,2017,36(10):2777-2786.
- [6] 吴旭,唐亚坤,陈晨,等.黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性[J].生态学报,2019,39(21):8111-8125.
- [7] 朱铁霞,高阳,高凯,等.干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律研究[J].生态学报,2019,39(21):8021-8026.
- [8] 马晓东,钟小莉,桑钰.干旱胁迫下胡杨实生幼苗氮素吸收分配与利用[J].生态学报,2018,38(20):7508-7519.
- [9] 张连金,孙长忠,赖光辉.北京九龙山侧柏生态公益林空间结构分析与评价[J].林业科学研究,2018,31(4):75-82.
- [10] Jasoni R, Kane C, Green C, et al. Altered leaf and root emissions from onion (*Allium cepa* L.) grown under elevated CO₂ conditions [J]. Environmental and Experimental Botany, 2005,51(3): 273-280.
- [11] Escalona J M, Tomas M, Martorell S, et al. Carbon balance in grapevines under different soil water supply: Importance of whole plant respiration [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2012,18(3):308-318.
- [12] Vereijssen J, Schneider J H M, Stein A, et al. Spatial pattern of Cercospora leaf spot of sugar beet in fields in long-and recently-established areas [J]. European Journal of Plant Pathology,2006,116(3):187-198.
- [13] Nesmelova I V, Pang M, Baum L G, et al. ¹H, ¹³C, and ¹⁵N backbone and side-chain chemical shift assignments for the 29 kDa human galectin-1 protein dimer [J]. Biomolecular NMR Assignments, 2008, 2 (2): 203-205.
- [14] 展小云,于贵瑞,盛文萍,等.中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率[J].应用生态学报,2012,23(3):587-594.
- [15] 常宏,杨洪国,史作民,等.施氮和减水对中亚热带壳斗科三种幼树生物量及其分配的影响[J].生态学报,2019,39(18):1-9.
- [16] 施钦,包学文,华建峰,等.干旱胁迫及复水对海滨木槿光合作用和生理特性的影响[J].应用生态学报,2019,30(8):2600-2606.
- [17] 万志强.内蒙古典型草原区人工草地生产力和氮素分配对水分响应研究[D].呼和浩特:内蒙古大学,2018.
- [18] 夏宣宣,张淑勇,张光灿,等.黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响[J].生态学报,2016,36(16):5142-5149.
- [19] 王朝辉,王兵,李生秀.缺水与补水对小麦氮素吸收及土壤残留氮的影响[J].应用生态学报,2004,15(8):1339-1343.
- [20] Jin X K, Ma M T, Zhao T K, et al. The impacts of supplemental irrigation based on soil moisture measurement and nitrogen use on winter wheat yield and nitrogen absorption and distribution [J]. Asian Agricultural Research,2017,9(8):47-54.
- [21] 杨昊天,李新荣,刘立超,等.荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征[J].中国沙漠,2013,33(5):1340-1348.
- [22] 李瀚之,余新晓,贾国栋,等.北京山区侧柏人工林内 CO₂ 浓度及其 δ¹³C 值变化特征和影响因子[J].应用生态学报,2017,28(7):2164-2170.
- [23] 景茂,曹福亮,汪贵斌,等.土壤水分含量对银杏生长及生物量分配的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2005,29(3):5-8.
- [24] Zhang J H, He N P, Liu C C, et al. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants [J]. Oikos, 2018,127(10):1506-1514.